

## ORIGINE ET POSITION SYSTÉMATIQUE DES ILOTS DE HÊTRE DU SUD-EST DE LA FRANCE

---

Le problème de l'origine des hêtres de Valbonne a été souvent discuté ces dernières années, dans les pages de la *Revue forestière française* (1, 5, 7, 9). Les arguments apportés par les spécialistes français en faveur ou contre l'origine relique de ces hêtres, ont redonné actualité, par leur frappante ressemblance, aux discussions menées, il y a bien des années, par certains sylviculteurs roumains, en liaison avec l'origine de certains îlots de hêtres des environs de Bucarest (forêts de Snagov, Tiganești, etc...), donc en région de plaine typique (\*).

Une simple ressemblance en ce qui concerne l'évolution des opinions sur l'origine de deux forêts, situées à quelques milliers de kilomètres l'une de l'autre, ne pourrait justifier à première vue une intervention dans la discussion entamée par les spécialistes français, d'autant plus que cette discussion ne présenterait, apparemment qu'un intérêt régional.

Le problème du hêtre de Valbonne dépasse, cependant, selon nous, les frontières de la France. Il mériterait de retenir l'attention des spécialistes qui se sont préoccupés de la systématique du hêtre européen et qui ont essayé d'établir le rapport philogénique entre cette espèce considérée comme post-glaciaire et le *Fagus orientalis* du tertiaire. On sait, en effet, que c'est en se fondant sur le matériel du hêtre pliocène, provenant de Saint-Marcel d'Ardèche, localité située dans la vallée du Rhône à quelques kilomètres au nord de l'actuelle forêt de Valbonne, que DEPAPE (4) mit en discussion pour la première fois la ressemblance entre *Fagus pliocenica* et l'actuel *Fagus orientalis*. Cette constatation a été confirmée ultérieurement par Hanna CZECZOTTOVA (3) et a servi de point de départ à l'hypothèse de la botaniste polonaise, relative à la dispersion tertiaire du hêtre caucasien.

(\*) En Roumanie, le hêtre commun forme de vastes forêts, pures ou mêlées de sapin, épicéa, chêne rouvre, charme, etc., le long de toute la chaîne des Carpathes, des Monts Apuseni, comme sur le plateau de Transylvanie, le plateau central de Moldavie et les collines sous-carpathiques, entre 300 et 1 400 mètres d'altitude.

Nous croyons donc, qu'approfondir le problème dans le sens des rapports historico-végétatifs entre les hêtres tertiaires et les hêtres actuels de Valbonne, comme étudier systématiquement ces derniers, c'est apporter, sur un plan général, de nouvelles données sur l'origine des formes intermédiaires entre le hêtre européen et celui du Caucase. De plus, sur le plan régional, ce type d'étude fournit de nouveaux arguments en faveur de l'origine spontanée du hêtre de Valbonne.

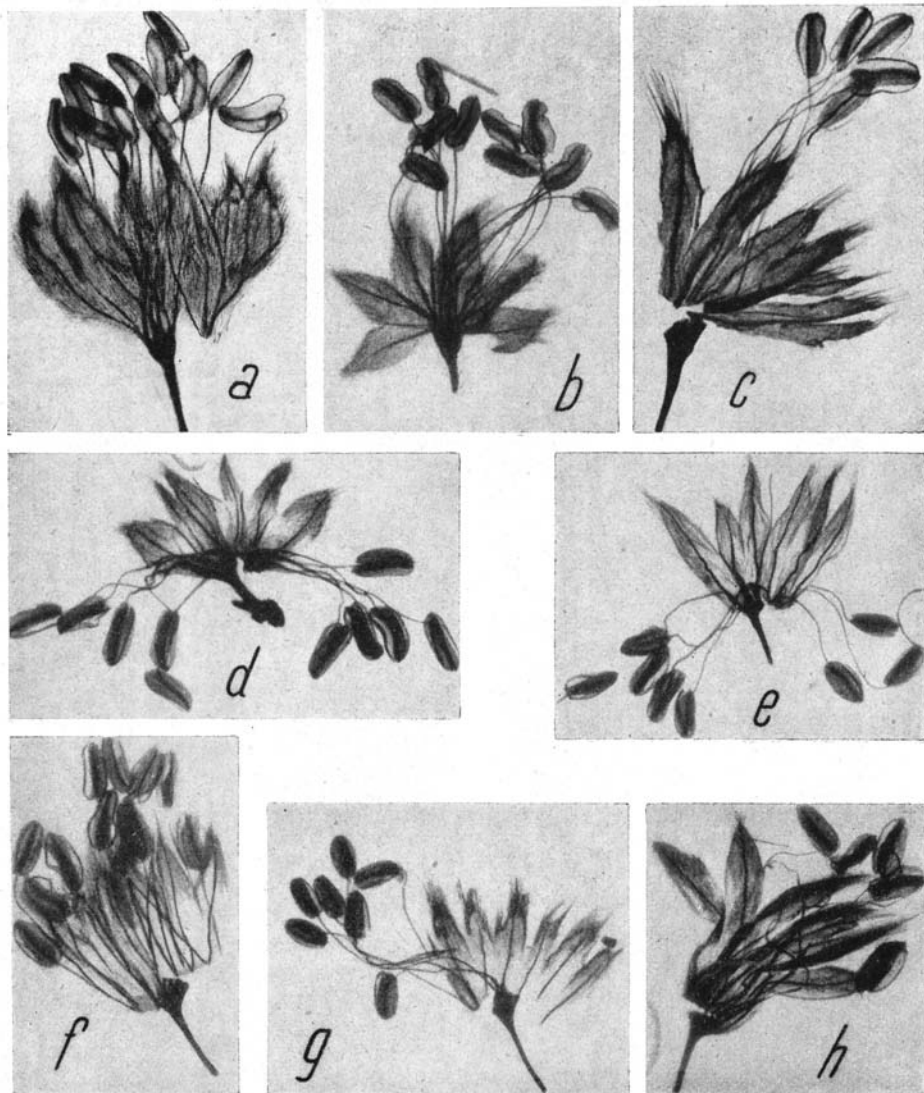
\*  
\*\*

L'existence du hêtre dans une station pliocène très rapprochée (Saint-Marcel d'Ardèche), comme celle du cortège floristique actuel qui accompagne habituellement l'essence dans les limites de son aire continue, constituent des éléments sérieux pour prouver l'*origine spontanée* des hêtres de Valbonne. Seul le problème de la *persistance continue* de ces hêtres dans cette station reste peu élucidé. Les connaissances actuelles ne nous permettent pas d'affirmer avec certitude si ces hêtres sont « reliques » dans le sens exact du mot, continuant d'exister en ce lieu sans interruption depuis l'ère tertiaire jusqu'à nos jours, ou s'ils ont repeuplé la région où nous les trouvons aujourd'hui, plus tard, dans la période de réchauffement post-glaciaire. Les recherches paléobotaniques mettent en évidence le fait que, au moment des glaciations, l'aire du hêtre a été fragmentée, et repoussée généralement vers le sud.

LAMMERMAYR (8) a réligé une carte des refuges glaciaires du hêtre. Quoique pour certaines régions d'Europe (par exemple la région des Carpathes roumaines) les indications de cette carte soient discutables, elle peut être pourtant utilisée comme guide. D'après LAMMERMAYR, dans le sud de la France, le hêtre s'est maintenu dans un grand refuge glaciaire qui s'étendait du golfe de Biscaye jusqu'à la Loire. Cette aire était séparée par la vallée du Rhône d'un petit refuge situé en Provence, refuge qui selon l'opinion du même auteur, aurait été probablement en liaison avec celui des Apennins. Ces refuges ont constitué, lors du réchauffement post-glaciaire, des centres d'expansion du hêtre et du cortège de ses compagnons thermophiles.

En acceptant l'hypothèse de LAMMERMAYR, on devait supposer que, tandis que les hêtres de la Sainte-Baume se seraient maintenus sur place depuis l'ère tertiaire jusqu'à nos jours (étant par conséquent des espèces reliques dans l'acception stricte du mot), les hêtres de Valbonne auraient eu une vie beaucoup plus agitée. L'existence catégoriquement prouvée par les analyses polliniques (DENTIS, ERDMANN, FIRBAS - cités d'après le professeur Em. POP (11)) d'un centre de glaciation à environ 200 km au nord-ouest de Valbonne, près du Mont-Dore (département du Puy-de-Dôme) est un im-

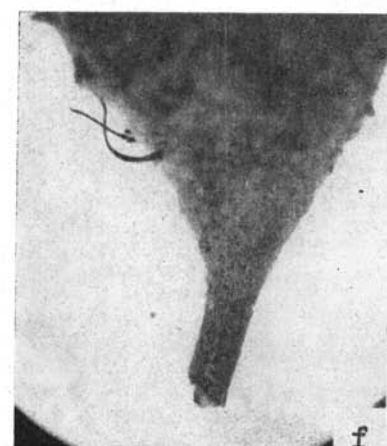
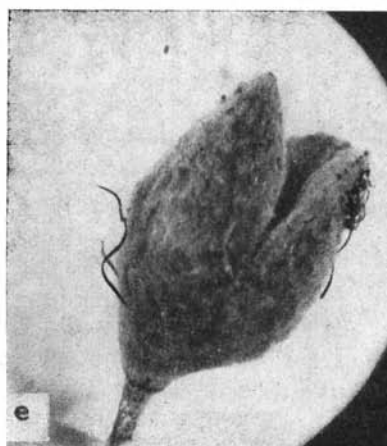
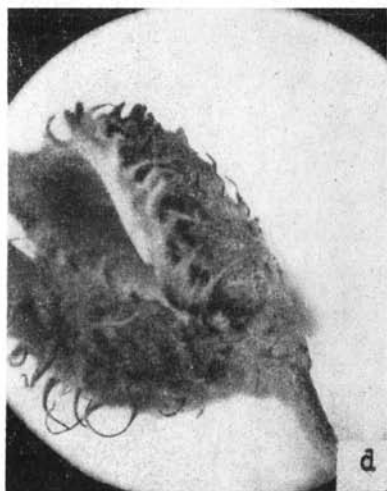
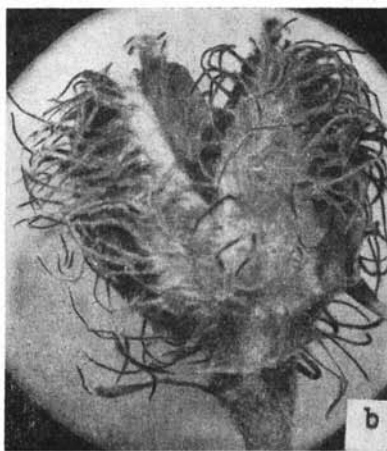
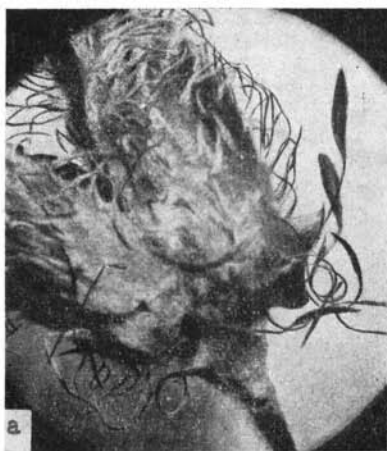
# PLANCHE I



Variation du péricône de la fleur mâle chez le hêtre dans différentes stations.

- a — *Fagus orientalis* Lipsky: Caucase-Aïlagir (Herbier de l'Institut botanique, Bucarest).
- b — *Fagus taurica* Poplawska: Crimée-Alushta, matériel originel Poplawska (Herbier de l'Institut botanique, Bucarest).
- c — *Fagus silvatica* L.: Liverdun près de Nancy - France, matériel Mathieu-Vincent (Herbier de l'Institut botanique, Bucarest).
- d — *Fagus silvatica* - *Fagus orientalis*: Valbonne - France.
- e — *Fagus silvatica*: Valbonne - France.
- f — g — *Fagus silvatica* - *Fagus orientalis*: la Sainte-Baume - France.
- h — *Fagus silvatica*: la Sainte-Baume - France.

PLANCHE II



portant indice (\*) des conditions précaires d'existence par lesquelles sont passés les hêtres de Valbonne au cours de la période glaciaire.

BRAUN-BLANQUET croit cependant que les hêtres de Valbonne ont survécu aussi pendant la période glaciaire, tout comme ceux de la Sainte-Baume. Même si les conditions climatiques n'ont pu assurer à Valbonne la continuité du hêtre, cette région a été parmi les premières repeuplées par lui dans les périodes d'expansion inter et post-glaciaires, grâce au voisinage d'importants refuges de l'espèce.

La situation précaire des hêtres de Valbonne, à notre époque, par comparaison avec celle des hêtres de la Sainte-Baume, pourrait avoir son origine justement dans les dures conditions d'existence qui ont été imposées au hêtre de tout temps, conditions auxquelles a contribué plus tard, d'une manière massive et exterminante, le facteur humain. L'étude de la végétation interglaciaire de la vallée du Rhône serait seule capable de donner une réponse complète à ce problème.

\*  
\* \*

L'origine spontanée des hêtres de Valbonne et de la Sainte-Baume a été pour nous mise encore en évidence par l'étude comparative de nombreux rameaux complets avec feuilles, fruits et fleurs, envoyés avec tant de compréhension et d'amabilité par M. J. PARDÉ, auquel nous tenons à adresser l'expression de nos sentiments de reconnaissance.

On sait qu'en Europe existent deux espèces du genre *Fagus*: *F. silvatica* L. et *F. orientalis* Lipsky, l'aire de cette dernière espèce étant limitée au sud-est de l'Europe: sud de la Roumanie, Bulgarie, Grèce — où il se superpose à l'aire du hêtre commun — Asie mineure, nord de la Syrie, Perse, Caucase et Transcaucase (CZECZOTOVA (3), WULFF (16)).

Le hêtre caucasien (*F. orientalis*) typique diffère du hêtre commun par ses caractères morphologiques et écologiques. Parmi les

(\*) La distance, relativement grande, qui sépare les deux stations, comme la différence d'altitude, nous imposent des réserves en ce qui concerne la généralisation des conclusions.

---

← Variabilité des cupules chez les hêtres dans différentes stations.

- a — *Fagus orientalis* Lipsky: Dubova - Roumanie - matériel S. Pascovschi (Herb. ICF. Bucarest).
- b — *Fagus taurica* Popl.: Luncavita - Roumanie, matériel I.D. Tataranu (Herb. ICF. - Bucarest).
- c — *Fagus silvatica* L.: Les Carpathes méridionales - Roumanie.
- d — *Fagus taurica* Popl.: Mont Cozia - Roumanie - matériel I.D. Tataranu.
- e — *Fagus silvatica* - *Fagus orientalis*: La Sainte-Baume - France.
- f — *Fagus silvatica* - *Fagus orientalis*: Valbonne - France.

premiers, nous rappelons ceux du péricone des fleurs mâles, de l'involucre du fruit, et ceux des feuilles.

I. — Les fleurs staminées présentent chez le hêtre caucasien (pl. I, fig. a) un péricone largement campanulé, avec des lobes largement triangulaires, arrondis vers la pointe, petits, ayant tout au plus  $1/2$  de la longueur du péricone; le péricone peut être cependant entier, ou seulement ondulé, dentelé. Chez le hêtre commun (pl. I, fig. c), la fleur mâle est en forme d'entonnoir, avec des coupures profondes qui dépassent la moitié du péricone, et les lobes étroitement triangulaires à pointe aiguisée.

2. — L'involucre du fruit (la cupule) du hêtre caucasien présente vers la base (pl. II, fig. a) des bractées spatulées, linéaires, ayant parfois l'aspect de petites feuilles pétiolées ordinairement vertes. Ces appendices foliacés sont plus longs que les appendices linéaires ou bien subulés du côté supérieur de la cupule. En général, la région des valves est plus richement couverte d'appendices. Par contre, chez le hêtre commun, la cupule est généralement uniformément couverte d'appendices subulés, égaux en longueur, bruns, droits ou souvent recourbés vers le bas (pl. II, fig. d).

3. — Les feuilles du hêtre caucasien sont ordinairement plus grandes que celles du hêtre commun, avec cette différence qu'elles ont la plus grande largeur à la partie supérieure. En outre, elles ont en moyenne 11 nervures, par contraste avec les 8 nervures du hêtre commun. Les nervures sont visiblement incurvées à leur extrémité parallèlement au bord de la feuille, alors que chez *F. silvatica* elles se prolongent jusqu'au bord de celle-ci.

A la limite sud-est de son aire, le hêtre commun se rattache par une série de formes intermédiaires au hêtre caucasien. Ces formes intermédiaires connues en littérature sous le nom de « hêtre de Crimée » ont été signalées jusqu'à présent au sud de la Pologne, dans la R.S.S. Moldave, en Crimée, en Roumanie, en Bulgarie, en Grèce. Elles ont été l'objet de nombreuses études biométriques et critiques comparatives.

Le hêtre de Crimée présente, en ce qui concerne les cupules, les fleurs et les feuilles, des caractères morphologiques intermédiaires entre *F. orientalis* et *F. silvatica*. Les feuilles sont variables comme forme, en général elles ressemblent à celles du hêtre oriental tout en étant parfois plus petites; le péricone de la fleur mâle est divisé tout au plus jusqu'à la moitié (pl. I, fig. b), mais surtout la cupule présente à la base quelques appendices linéaires bruns (pl. II, fig. b, c).

En Roumanie, le hêtre de Crimée présente aussi quelques intéressants caractères écologiques, nettement intermédiaires entre le hêtre commun et celui du Caucase, comme, par exemple, la possi-

bilité de végéter à des altitudes très basses même sur les versants sud, dans les stations plus sèches, ou bien la faculté de mieux rejeter et de drageonner (\*).

\*  
\*\*

Parmi les caractères énumérés ci-dessus, ceux de la cupule et de la fleur mâle sont considérés comme les meilleurs pour distinguer les espèces de hêtres, parce que plus constants; les feuilles, au contraire, sont variables, étant puissamment influencées par les conditions de station. Ainsi, dans les régions supérieures de la zone du hêtre, les feuilles sont plus petites et ont un nombre de nervures plus réduit qu'à faible altitude où elles deviennent plus grandes et plus minces que la moyenne du type.



FIG. 1.  
Forme des appendices foliacés chez *F. sylvatica* - *F. orientalis*  
Valbonne - France.

CZECZOTTOVA (2) montre d'autre part que dans les régions chaudes et humides peuvent souvent apparaître des feuilles à 10..... 12 nervures, mais par contre les conditions xériques provoquent la réduction de la dimension des feuilles et du nombre des nervures.

\*  
\*\*

En nous basant sur ces considérations, nous avons adopté dans toutes nos études sur la variabilité du hêtre le principe que les différences présentées par les cupules et les fleurs doivent être utilisées dans la distinction des espèces tandis que celles des feuilles peuvent donner des caractères de différenciation des variétés et des formes.

(\*) D'après l'académicien SUCACEV, la souche du hêtre commun âgée de moins de 30 ans émet des rejets, peu vigoureux du reste, après quoi la faculté de rejeter cesse et les drageons sont très rares, tandis que le hêtre caucasien a une capacité de rejeter relativement puissante et qui se maintient jusqu'à la vieillesse. Il se distingue du hêtre commun par le fait qu'il drageonne bien.

a) *La variabilité des cupules* (\*) (pl. II, fig. e, f ; fig. 1, 2).

Les trois lots de cupules provenant du midi de la France (Valbonne, la Sainte-Baume et Bedoin), étudiés par nous, sont assez uniformes comme forme et grosseur et sont caractéristiques du hêtre commun. A notre grande surprise, nous avons constaté cependant, qu'une partie des cupules provenant des arbres de Valbonne et de la Sainte-Baume présentent vers la base d'évidentes lanières (lacinules) bruns, linéaires, différentes des appendices subulés, rigides du hêtre commun, mais très caractéristiques du hêtre



FIG. 2.

Forme des appendices foliacés chez *F. silvatica*, *F. orientalis*.  
Détail de la cupule (X 3) - Valbonne - France.

de Crimée. Toutefois ces annexes de la cupule sont plus petites que celles du hêtre de Crimée roumain et moins nombreuses (\*\*). Il serait intéressant de préciser — chose que nous n'avons pas pu réaliser sur le matériel étudié — la fréquence des cupules possédant de telles lanières sur un arbre donné.

(\*) Précisons que ne possédant pas l'ensemble des conditions nécessaires pour effectuer des mesures biométriques complètes, nous avons imposé une certaine réserve à nos conclusions, nous contentant de jalonner seulement une éventuelle et future étude de détail. Les observations et les mesures que nous communiquons ne se réfèrent qu'aux lots de feuilles, de fleurs et de fruits que nous avons eus à notre disposition.

(\*\*) Ces appendices présents en automne, même après la chute des fruits, sur les cupules de hêtre, ne peuvent être confondus avec les bractées brunes de l'involucre florifère femelle, qui sont très minces, membraneuses et qui tombent au printemps de bonne heure.



Les recherches qu'on devrait faire sur un grand nombre de coupes pourraient établir aussi la fréquence de ces hêtres dans le peuplement comme les variations de forme de ces lanières. Les résultats de telles recherches pourraient réserver certaines surprises.

b) *La variabilité des fleurs* (pl. I, fig. d, h).

L'étude du matériel reçu au printemps 1958 et provenant des forêts de Valbonne, de la Sainte-Baume et de Bedoin a mis pour nous en évidence la grande variabilité du périgone des fleurs mâles. C'est cette variabilité que nous avons tenté de rendre dans la planche I. On peut y remarquer, à côté de jeunes fleurs typiques du hêtre commun (fig. e, h), identiques à celles qu'on peut rencontrer par exemple chez les hêtres de Liverdun (Nancy) (fig. c), des fleurs à périgone faiblement ou très faiblement divisé, semblables à celles du hêtre de Crimée (fig. d, f, g) ou même à celles du hêtre caucasien.

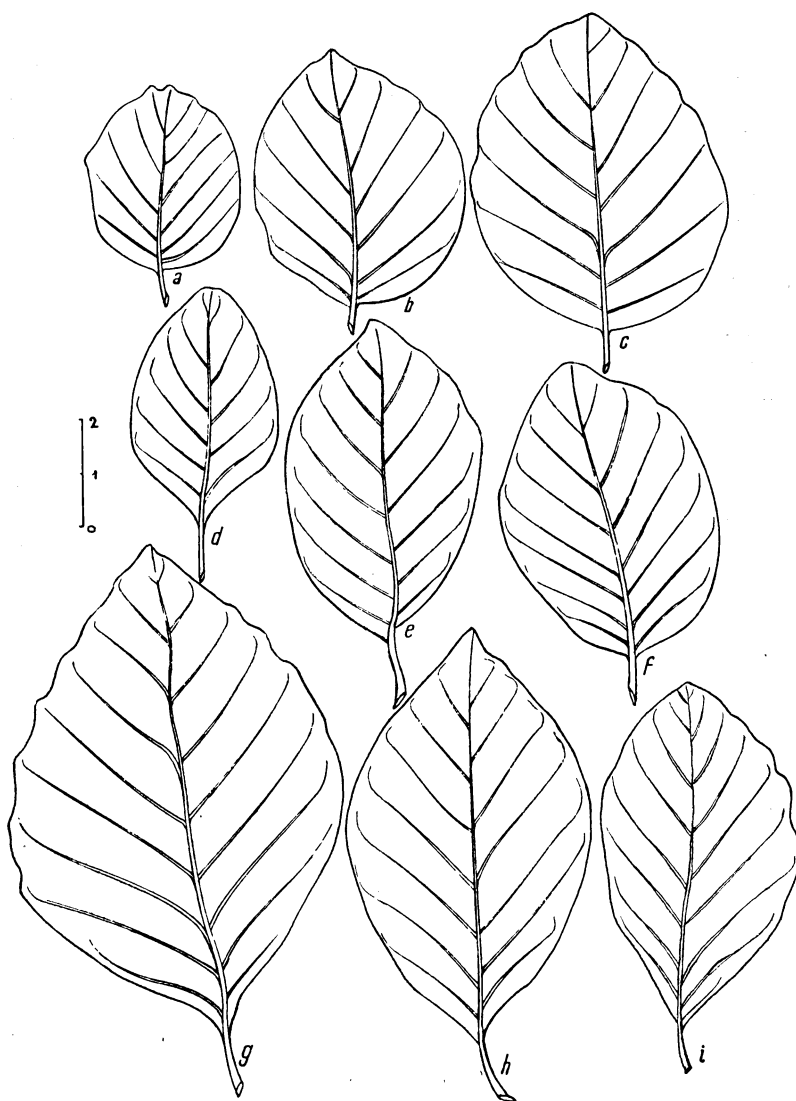
En ce qui concerne la pilosité, nous remarquons que les fleurs d'un grand nombre de hêtres de la Sainte-Baume et moins souvent ceux de Valbonne présentent les lobes du périgone couverts de poils noirs, ce qui imprime au bord de la fleur une coloration sombre frappante. Cette particularité rappelle la constatation de WORONOW (Schede ad Herb. Fl. Ross. Nr. 1739) qu'on retrouve aussi chez CZECHOTTOVA (3) mais surtout dans la flore de l'U.R.S.S. (17), constatation selon laquelle chez le *F. orientalis*, à la différence de *F. silvatica*, la partie supérieure du périgone est couverte de poils noirs, et la partie inférieure de poils blancs (chez *F. silvatica* le périgone est entièrement couvert de poils blancs).

c) *La variabilité des feuilles* (pl. III, fig. a, i).

Les conditions particulières de développement se traduisent par les modifications de caractères des feuilles chez les hêtres de Valbonne, Bedoin et de la Sainte-Baume. Ainsi, quoique les lots de feuilles provenant des localités sus-mentionnées et étudiées par nous cadrent comme dimensions et nombre de nervures dans les limites de variations du hêtre commun, elles sont ordinairement plus petites (tab. I) et beaucoup plus coriaces que celles qu'on rencontre habituellement chez cette espèce.

	Longueur				Largeur			Nbre nervures			Longueur du pétiole		
	—				—			—			—		
<i>F. silvatica</i> .....	(4,5)	6,9	8,5	(11)	(3,3)	4,6	(7,0)	(4)	8	(11)	(0,2)	0,8	(2,0)
<i>F. silvatica</i> :													
Valbonne ....	(3)	6,4	(8,8)		(2,3)	4,2	(6,2)	(5)	7	(10)	(0,5)	0,9	(1,5)
Bedoin .....	(2,7)	4,6	(6,6)		(1,7)	3,6	(5)	(5)	6	(9)	(0,3)	0,7	(1,2)
la Ste-Baume .	(4,2)	6,2	(7,3)		(2,1)	3,5	(4,3)	(5)	8	(9)	(0,5)	0,6	(1,0)
<i>F. orientalis</i> ....	(3,0)	9	12	(14,5)	(1,5)	5,0	(8,0)	(6)	11	(14)	(0,2)	0,7	(1,7)

## PLANCHE III

Types de feuilles chez les hêtres du Sud de la France ( $\times 1$ ).

Sont intéressants comme forme et grosseur, à ce point de vue, les matériaux provenant de la forêt de Valbonne (canton Font des Dames, parc. 16-18, arb. 11) et de Bedoin. Ces matériaux caractérisés par des feuilles coriacées, moyennes jusqu'à petites, doivent être considérés comme très rapprochés de la forme écologique xérophyte, microphyllé (*borosi* Kurpati), et parallèles à la forme écologique de grande altitude (*beckii* Domin) (pl. IV, fig. a, d').

Remarquable aussi la présence — dans le matériel provenant de la Sainte-Baume — de certains exemplaires de la forme *cuneifolia* Beck (fig. i), forme de hêtre qui se distingue facilement par des feuilles longuement et asymétriquement cutéiformes à la base, souvent obovées. Cette forme est considérée par beaucoup de botanistes (à commencer par ASCHERSON - GRAEBNER) comme ayant des caractères intermédiaires entre le hêtre caucasien et le hêtre commun. La forme *cuneifolia* Beck a été signalée pour la première fois en Bosnie. Mais on a prouvé ultérieurement qu'elle était assez fréquente dans toute l'aire occupée par les formes intermédiaires.

Pour conclure, les particularités des fleurs, des cupules et des feuilles dont nous avons parlé plus haut, plaident pour l'existence, dans le midi de la France, de certaines formes de hêtre très rapprochées (ou bien identiques?) de celles de la série intermédiaire *Fagus taurica* Poplawska. Il serait nécessaire d'étendre les observations aussi sur les hêtres des autres stations du midi de la France, et spécialement d'approfondir l'étude par des mesures biométriques effectuées sur un matériel plus vaste.

\*  
\*\*

Naturellement, le fait de signaler, dans le midi de la France, certaines formes de hêtre aux caractères intermédiaires entre le hêtre commun et celui du Caucase est de nature à susciter des discussions. Nous tâcherons, dans ce qui suit, de rattacher les nouveautés qui font l'objet de cette étude aux connaissances antérieures.

L'origine des formes intermédiaires mentionnées a été depuis longtemps discutée, surtout du fait que ces formes ont été signalées aussi en dehors de l'aire actuelle du hêtre caucasien.

D'après ETTINGHAUSEN et KRASAN, les 20 espèces de hêtre décrites en Europe, constitueraient des stades différents de la chaîne évolutive — « Formenelemente » —, qui commencent avec le *Fagus ferromiae* du tertiaire et se terminent par l'actuel *Fagus sylvatica*. De cette chaîne évolutive fait partie *Fagus pliocenica*, signalé au commencement même du pliocène dans beaucoup de points de l'Europe, comme par exemple: Frankfort/Main, St. Vincent - Cantal, la vallée du Rhône, etc... Nous avons dit au commencement de ce travail, que DEPAPE, en étudiant la flore pliocène de la vallée du Rhône, a montré que *Fagus pliocenica* trouve son correspondant actuel dans *Fagus orientalis*.

La constatation de DEPAPE, comme la découverte de *F. orientalis* f. *fossilis* par PALIBIN dans la flore pliocène du Caucase, ont amené Hanna CZECHOTTOVA (3) à comparer les feuilles des hêtres fossiles, qui figurent dans la littérature paléobotanique du sud de l'Europe, avec celles du hêtre caucasien actuel, provenant de diverses stations. Les résultats de ces observations comparatives ont été surprenants, plaidant en faveur de l'existence — sinon du hêtre caucasien même — du moins de ses formes ancestrales dans la flore tertiaire de la Grèce, de l'Italie, de l'Espagne, de la France, de la Tchécoslovaquie.

La confirmation faite par Hanna CZECHOTTOVA des constatations de DEPAPE concernant la ressemblance des hêtres fossiles de Saint-Marcel-d'Ardèche — localité située dans la vallée du Rhône à quelques kilomètres au nord de l'actuelle forêt de Valbonne — avec le *Fagus orientalis*, est d'un intérêt remarquable pour la présente étude.

Les conclusions de Hanna CZECHOTTOVA relatives à l'origine tertiaire du hêtre caucasien ont été confirmées ultérieurement par la découverte de cette espèce dans la flore pliocène de Borsec (Roumanie) par Em. POP (12) et dans la flore pliocène des environs de Sofia, par STOIANOFF et JORDANOFF (Bulgarie).

A l'appui de l'origine tertiaire du hêtre caucasien et de sa présence ancienne sur un territoire beaucoup plus étendu que celui sur lequel on le trouve actuellement — territoire qui comprenait aussi le sud et le sud-ouest de l'Europe — certains botanistes apportent d'intéressants arguments d'ordre phytogéographique (3, 15). Pour la France, il est intéressant de signaler l'existence de *Prunus* (sect. *Padus*) *laurocerasus* dans le pliocène inférieur (Cantal), de l'espèce *Pterocarya caucasica*, dans de nombreux dépôts reliques parmi lesquels ceux de la vallée du Rhône et du Cantal, de l'espèce *Zelkova crenata* au Puy de Dôme, de *Pyracantha coccinea* à Montpellier, de *Rhododendron ponticum* dans les dépôts interglaciaires de la vallée de l'Isère entre Grenoble et Montmélian, etc... Ces espèces ont été identifiées aussi dans les dépôts préquaternaires de divers points de l'ouest de l'Europe et du Caucase. Elles entrent dans la composition des hêtraies actuelles de Transcaucasie (\*).

L'évolution vers des conditions climatiques plus rudes précédant la période glaciaire, et la rigueur de cette période elle-même, ont déterminé le morcellement de l'aire du hêtre qui a été repoussé généralement vers le sud. Les nouvelles conditions climatiques, totalement différentes de ce qu'était le climat sub-tropical tertiaire n'ont été supportées que par une partie très restreinte des caractères et des propriétés du hêtre du pliocène. Ces caractères et ces propriétés

(\*) *Rhododendron ponticum*, élément floristique sudeuxinique, a pu survivre par ailleurs, dans une station tout à fait isolée de son aire principale, dans la péninsule ibérique.

se sont retrouvés chez les descendants directs, tandis que les autres caractères sont devenus récessifs ou bien se sont modifiés en s'adaptant aux nouvelles conditions d'existence, en fonction de leur importance vitale. Des formes de plus en plus nombreuses sont apparues ainsi, tendant vers un biotype climacique, représenté par le hêtre commun actuel. La découverte dans les dépôts géologiques de l'ouest de l'Europe (par exemple en France à St. Vincent - Cantal, la Tour du Pin, Chambéry, en Auvergne, etc...), de certaines formes très voisines de l'actuel hêtre commun (*F. silvatica pliocenica*) confirme l'hypothèse ETTINGHAUSEN-KRASAN. Cette hypothèse considère ces formes — comme nous l'avons montré plus haut — comme des stades de la transformation du hêtre pliocène (*Fagus orientalis* ou ses formes ancestrales) en fonction des modifications du climat.

E. WULFF croit que les témoins actuels de la transformation du *Fagus orientalis* tertiaire en *Fagus silvatica* post-tertiaire sont justement les formes de transition connues sous le nom de « hêtre de Crimée ». D'après WULFF, le processus de transformation s'est déclenché tout d'abord et plus intensément dans la partie occidentale de l'Europe, qui se trouvait sous l'influence nette du climat océanique. Il a progressé graduellement en direction de l'est, ayant comme corollaire une restriction graduelle de l'aire du hêtre caucasien, qui se poursuit encore de nos jours.

La présence à l'ouest de son aire continue actuelle de certains îlots de hêtre oriental rares en Podolie, au Sud-Ouest et au Sud de la Roumanie, et plus fréquents en Bulgarie et surtout en Grèce, nous les fait considérer comme les derniers centres de survivance du hêtre oriental, véritable arrière-garde de la retraite harcelée de cette espèce.

Les recherches entreprises en Roumanie nous ont prouvé que le rythme lent de la transformation du hêtre caucasien dans le sud-est de l'Europe a permis une plus longue cohabitation de cette espèce avec le hêtre commun. Celui-ci, comme on le sait, a eu dans le postglaciaire subatlantique un développement exubérant. Comme effet de cette vie en commun qui date de la période glaciaire (dans les refuges glaciaires du hêtre), il faut noter le déclenchement d'un processus d'hybridation naturelle qui, surtout dans le postglaciaire subatlantique est devenu très intense (CZECZOTTOVA (3), PASCOVSCHI (10)). Ce phénomène qui a pu se poursuivre aujourd'hui même dans le territoire de l'aire commune aux deux espèces, a motivé l'apparition de certains hybrides naturels aux caractères intermédiaires entre *Fagus orientalis* et *Fagus silvatica*. Une belle démonstration de ce phénomène et de son importance a été faite en Roumanie par S. PASCOVSCHI (10).

## CONCLUSION

D'après nous, les formes intermédiaires entre le hêtre oriental et le hêtre commun sont hétérogènes. D'un côté, elles constituent des preuves de la transformation du hêtre tertiaire en hêtre contemporain; d'un autre côté, elles sont le résultat d'un processus d'hybridation naturelle. Dans certaines régions de l'Europe (par exemple dans celles où les conditions climatiques ont permis la survivance jusqu'à nos jours du hêtre caucasien) l'hybridation naturelle pourrait être à la fois la principale cause de l'apparition des formes intermédiaires et la raison de la tendance à la dissolution graduelle du hêtre oriental dans la masse du hêtre commun.

Par contre, dans d'autres régions, comme par exemple dans le midi de la France, les formes intermédiaires sont, probablement, les derniers vestiges de la transformation du hêtre tertiaire en hêtre contemporain, vestiges conservés grâce à des conditions localement favorables de certaines stations reliques.

Dans son étude sur le hêtre oriental publiée dans la revue « *Sovetskaja Botanica* » (1939), E. WULFF écrivait: « Si mon opinion sur l'origine du hêtre européen, résultat des changements graduels du *Fagus orientalis*, est exacte, il faut s'attendre à la découverte de stations reliques de *Fagus orientalis* ou de ses formes de transition vers *Fagus silvatica*, en Europe occidentale ».

Nous croyons que les résultats présentés ci-dessus, quoique partiels, vérifient cette hypothèse plus de 25 ans après son énonciation, constituant ainsi un hommage posthume à l'adresse de l'éminent spécialiste du hêtre de Crimée.

Ing. DUMITRIU-TATARANU,  
Institut de Recherches forestières,  
Bucarest - Roumanie.

## BIBLIOGRAPHIE

1. COINTAT (M.). — Le Hêtre de Valbonne, *Revue forestière française*, nov. 1954, pp. 657-661.
2. CZECZOTTOVA (H.). — A study on the variability of the leaves of beeches: *F. orientalis* Lipsky, *F. silvatica* L., and intermediate forms. *Annales de la Société dendrologique de Pologne*, vol. V, 1933, pp. 45-121.
3. CZECZOTTOVA (H.). — Distribution of *Fagus orientalis* Lipsky. *Die Buchenwälder Europas*, Bern-Berlin, 1932, pp. 362-387.
4. DEPAPE (G.). — Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. *Ann. Sc. natur. bot.* Tome IV, Paris, 1922, pp. 73-265 (Cité d'après CZECZOTTOVA, 1932).
5. DUGELAY (A.). — La hêtraie de la Sainte-Baume, *Revue forestière française*, jan. 1958, pp. 1-26.
6. DUMITRIU-TATARANU (I.), OCSKAY (S.). — Schita monografica a fagilor din R.P.R. (Esquisse monographique du hêtre de Roumanie). *Revista Padurilor*, 5, 1953, pp. 5-11.
7. GUINIER (P.). — Le hêtre de la forêt de Valbonne est une relique glaciaire. *Revue forestière française*, mai 1956, pp. 325-329.

8. LAMMERMAYR (L.). — Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, Band XXIV, Dahlem-Berlin, 1923, p. 100.
  9. PARDÉ (J.). — A propos du hêtre de Valbonne, relique glaciaire ou plantation de moines? *Revue forestière française*, jan. 1956, pp. 29-38.
  10. PASCOVSKI (S.). — Rolul hibridizării naturale în fenomenul succesiunilor vegetale (Le rôle de l'hybridation naturelle dans le phénomène des successions végétales - Résumé). *Lucrările Sesiunii generale științifice din 2-12 iunie 1950, à Academiei R.P.R. Buc.*, 1950.
  11. POP (Em.). — Analize de polen în turba Carpatilor Orientali (Dorna Lucina); Pollenanalyse einiger Moore der Ostkarpaten, Dorna-Lucina (Zusammenfassung). *Buletinul Grădinii Botanice Cluj*, Vol. IX, 1929, pp. 6-210.
  12. POP (Em.). — Flora pliocenica dela Borsec (Die pliocène Flora von Borsec-Ostkarpaten - Auszug) Cluj 1936, 189 p.
  13. POP (Em.). — Cercetări privitoare la pădurile diluviale din Transilvania (Recherches relatives aux forêts diluviales de Transylvanie - Résumé). *Buletinul Grădinii Botanice Cluj*, vol. XXV, 1945, pp. 1-92.
  14. SOCIAVA (V.-B.). — L'origine des forêts de hêtre du Caucase (en langue russe). *Izvestia Academii Nauk SSR* 2/1949, pp. 224-236.
  15. WULFF (E.). — The beech in the Crimea, its systematic position and origin. *Die Buchenwälder Europas*, Bern-Berlin, 1932, pp. 223-260.
  16. WULFF (E.). — Nouvelles contributions à la géographie du hêtre oriental (en langue russe). *Sovetskaia Botanica* 3/1939, pp. 77-82.
  17. WULFF (E.). — Genre *Fagus* dans la Flore de l'URSS, vol. V, 1936, p. 354.
-